动 物 学 研 究 2001, Jun. 22 (3): 231~238 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

综 述

鸟类生态能量学的几个基本问题

张晓爱 赵 亮 胥志清
(中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810001) (重庆市自然博物馆 重庆 407000)

摘要：生态能量学是在种群和群落水平上寻求能量与进化适合度之间的关系。本文从能量运行的最适化原理，能量与适合度之间的关系、能量与生活史进化、能量的摄入与需求是如何调节的，能量与有机体结构与功能的联系、能量和觅食理论以及能量分配与性选择等7个方面介绍了鸟类能量学的研究进展，并指出进化的最适化原理是认识能量运行模式的重要理论手段。

关键词：鸟类；能量学；适合度；最适化；生活史；进化
中图分类号：Q148，Q958.1，Q959.7 **文献标识码**：A **文章编号**：0254-5853(2001)03-0231-08

生态能量学包括了能量对种群生物学家所有感兴趣的问题，其范围从性的适应意义、生活史进化（或行为的分配和权衡）到繁殖和婚配系统（或繁殖对策）的广泛应用（Wiens & Farmer, 1996）。作为进化生物学的研究手段，它可以看作是在种群和群落水平上寻求能量与进化适合度之间关系的学科。生态学家们从个体在特定栖息地利用能量的总量受限制的观点出发，已经发展了觅食行为（Arnold, 1988; Abrams, 1991; Cuthill *et al*., 1994）、窝卵数（Cody, 1966; Tinbergen & Daan, 1990）、生活史特征之间的权衡（Williams, 1966; Bryant, 1988; Stearns, 1992）、种群动态（Root, 1988; Dunham *et al*., 1989）、竞争（Martin, 1988）及群落水平的物种多样性（Martin, 1988; Hall *et al*., 1992）、生态位分割（Bustnes & Lønne, 1997）、食物网结构或生态系统的营养动态与能量学的关系的理论（Higashi *et al*., 1993; Wiens & Farmer, 1996）。这些理论不是假定觅食方式通过能量增益的最大速率达到最适化（Schoener, 1971; Abrams 1991; Bautista *et al*., 1998），就是假定资源的可利用率限制着群落能容纳的种数及竞争限制了种间生态位的重叠（May & MacArthur, 1972; Wright *et al*., 1993）。这些项目的研究其最终目的是如何比较有机体的能量需求与环境中的能量可利用率之间的关系（Perrin & Sibly, 1993; Bautista *et al*., 1998）呢？下面就该学科发展方向分几个主题进行介绍。

1 进化的最适化原理

进化的最适化原理是进化生物学的重要研究手段（Maynard, 1978）之一。它将能量的摄入和消费模式解释为自然选择的最适化（optimization）结果。尤其是最适觅食对策和最适繁殖对策已经成为进化生态学的两大支柱理论（张晓爱和邓合黎，1994）。最适化是从生理学机制的研究转变为强调和运用实验处理的方法直接测定环境对能量预算的影响，使有机体在特定工作状态下尽可能有效地作功的过程。自然选择通过产生后代的速率来确定功能和效率。因此，留下最大数量子代的表现型就是最适表现型，也就是使适合度（fitness）达到最大的表现型。

进化生态学家面临的挑战是确定什么样的结构形式和功能属性才能引起最高的繁殖成功率（Stearns & Schmid-Hempel, 1987）。一种有机体的能量预算可以通过能量的输入和输出及包含在组织中总能量的增和减来描述，但这种描述方式并不能解释为什么有机体要用这种方式使用能量。由于有机体不同的形态、结构设计或行为方式都会带来"价－

收稿日期：2000-10-16；修改稿收到日期：2001-03-09
基金项目：国家自然科学基金（39270097；39670126；39870121）资助
Email: lzhao@mail.nwipb.ac.cn

益"结果(Veasey *et al*., 1998),因此,人们可以用能量的最适化原理来描述有机体的进化。例如,食物能量的摄入可能会受行为和形态特征的影响(Kooyman *et al*., 1992),行为方式能影响觅食成功率(Kacelnik & Cuthill, 1990),而肠的适应能力决定了消化和同化食物的最大速率(Konarzewski *et al*., 1989)。虽然这些效益和代价一般都能用能量学研究方法来测定,但是它们的进化结果只能待二者转换成适合度的成分后才能评价(McNamara & Houston, 1986; Arnold, 1988; Ricklefs, 1991; Perrin & Sibly, 1993)。

另一研究趋势是把诸如身体大小、生长率、成熟时的年龄或大小等这些属性的进化最适化还原成能在所有类群中都通用的一种简单的能学术语,如,Brown *et al*. (1993) 已经把适合度重新定义为繁殖功率 (power),即"能量转换成繁殖有用功的速率"。最近,通过各种类型的种间比较发现,许多形态学特征(如脑、心等)、生理学特征(如代谢率、生长率、心率及食物需求等)及生活史特征(如死亡率、寿命及第一次繁殖年龄等)都与体重相关。这种关系近似于幂方程:$Y = \in e^{b}$,一直是生物学家感兴趣的问题。解释这种关系有2种方式:其一是认为种间幂函数可能反映了身体大小与生理学或生活史参数之间的某些功能关系;其二是它代表了某些基本机制的副产品。

Kozłowski & Weiner (1997) 的模型假定:描述生产力和死亡率的大小制约的种内参数在同一类群的种间是不同的。自然选择通过最适地分配能量到生长和繁殖活动中,独立地使每个种的身体大小最适化。他们的模型得到体重与呼吸、同化、生产率、成熟年龄及寿命拟合非常好的幂关系,对处在平衡点的种群来说,终生生产的子代是适合度的真实测定。种间的斜率不仅依赖于大类群(如鸟、兽等)内的种内参数的平均值,而且依赖于这些参数的变异系数。因此他们认为体重与机能特征之间的幂关系是身体大小最适化的副产品。种内身体大小的最适化(通过资源分配的最适化)在形成生态-生理学和生活史参数的种间幂关系中起着决定性的作用。

然而,最适化手段已经受到多次批评(Orzack & Sober, 1994),因此我们必须用 Maynard (1978) 的话提醒国内同行:"在检验起决定性作用的假设时要把负责进化的选择力正确地结合到模型中"(Ricklefs *et al*., 1996)。

2 能量预算与适合度之间的关系

适合度(fitness)源于达尔文的"最适者生存"的思想,是生存能力和繁殖能力的相对测定。能量预算与适合度之间的联系是生态能量学的核心问题。自然选择是靠种群内每个世代响应环境的繁殖差不断地权衡着种群内不同表现型(适合度成分)之间的代价和效益。要认识结构和功能如何通过与环境的相互作用来决定生存与繁殖的,是一个颇具挑战性的问题。一部分人认为能量的使用与适合度是有机体结构和功能的不同结果,没有直接关系,也就是说能量使用本身的变化不影响适合度变化。另一种认识是表现型通过能量的使用直接影响着适合度(Lemon, 1991)。结构和功能总会有可测定的能量派生物,它可能影响着连结表现型与适合度的某种途径。例如,Weathers *et al*. (1993) 计算了眼斑塚雉(*Leipoa ocellata*)的雄性陪伴孵化时的能耗。这种鸟的孵化行为主要是挖掘和掩埋置卵腔。数百次地搬移沙堆的运动的能耗相当于原鸡(*Gallus gallus*)常规孵卵投资的2倍。对这种搬移沙堆的高消耗及非能量代价,如时间投资和增加被捕食风险"价"都可由较高的繁殖率和雏孵出后不需要双亲照顾来平衡。从适合度的关系上讲,修建置卵腔可能影响着潜在的"价"和"益"的权衡。

Daan *et al*. (1990a) 是用实验方法检验某种鸟的产卵日期和窝卵数与适合度结果。Bryant (1991) 对毛脚燕(*Delichon urbica*)的研究中已把能量消耗直接与存活率联系起来,认为繁殖季节之间的成体生存与育雏期间的能量消耗成负相关关系。然而具有较高的野外代谢率(FMR)的个体从来不以高频率喂雏,也不育更多的雏。因此如果较高的消耗反映了较强的觅食活动的话,那么具有高的 FMR 的个体可能是不太有效的觅食者。在许多窝雏数增加实验中已经证明了窝卵数与存活率之间的"权衡"关系(Lind & Møller, 1989)。

为了寻求能量的供需与适合度之间的因果关系,Ricklefs (1984) 用进化的最适化原理描述了幼鸟生长率模型。他将表现型特征和成鸟的适合度结合在一起考虑,结果显示最适生长率不是与倾向迅速生长的因子(如,时间-制约死亡率)就是和慢速生长的因子(如,每个雏鸟获得的递食率)相对应。因为繁殖率直接决定适合度,所以获得最大

成活子代数量的生长率是最适生长率。

我们对高寒草甸 3 种不同巢型的雀形目鸟的研究结果也说明生长率通过个体能量需求与子代的数量关系（张晓爱和邓合黎，1991；张晓爱等 2000）。慢生长意味着在食物受限制时，延长雏期，降低每只雏鸟的能量需求，从而以每次繁殖出较多子代的方式进化。这种相对慢生长的优点必定由时间－制约死亡率或减少营巢次数的损失来权衡，如褐背拟地鸦（*Pseudopodoces humilis*）。另一方面，快生长率进化的原因是当捕食作用对巢的成功率起主要作用时，选择快生长率以缩短雏鸟的暴露期。这种鸟以小窝卵数的缺点与增加繁殖机会来权衡，如角百灵（*Eremophila alpestris*），一旦繁殖失败，则将剩余的时间和能量用于第二次繁殖。两种对策的目的都是为了增加适合度。

3　能量对生活史进化的影响

有机体的生活史进化过程就是把有限的能量最适化地分配到维持、繁殖及生长的过程（Williams，1966；Stearns，1992）。虽然同化能量总是在供－求竞争之间分配，但用能量分配来解释生活史时，需要解决这样几个问题：①是否能量的可利用率是受限制的？②什么时侯能量的运行在生活史类型的进化中起主要作用？③什么时侯它通过与能量有关的其他影响因子影响进化的适合度？目前解决这些问题的主要手段是繁殖和育幼有关的能量分配与双亲投资（parental investment）概念相联系。Cody（1966）首先提出鸟类窝卵数的进化是由能量分配来调节的。于是，繁殖投入（reproductive effort，Ricklefs，1977）、繁殖价（Reznick *et al*.，1986；Stearns，1992）、"家庭"成员间或"亲－子"间的能量分配（Kacelnik & Cuthill，1990；Ricklefs & Minot，1991；Martin & Wright，1993）及竞争模式（Patterson，1991；Godfray 1995；Cotton *et al*.，1999）等主题的研究发展非常迅速。

用能量解释进化关系中的生活史特征可用下列例子阐明。King（1974）及 Drent & Daan（1980）指出鸟类在最强的活动期，一般是育雏期，每日能量消耗（DEE）大约是基础代谢（BMR）的 4 倍。于是他们提议，4×BMR 代表了它们的最适作功能力。该概念假定，BMR 是按某种方式直接与有机体支持代谢消耗的能力有关。若果真如此，那么当 DEE 与 BMR 的比在近似 4 的上下变化时，则会引起适合度减少。然而，即使 BMR 与 DEE 之间存在一种可普遍化的经验关系，但二者之间的基本生理学关系还未认识，目前还不知道二者之间是否存在相互调节的机制。在没有认识改变 DEE/BMR 比率对适合度的影响之前来讨论最适作功能力是没有意义的（Bryant，1988；Tinbergen & Daan，1990）。

窝卵数是生活史最重要的特征之一。在讨论限制鸟类窝卵数的进化因子（Bryant & Westerterp，1983）和繁殖对策（Widemo，1998）中，能量和时间的需求都被作为首要问题来考虑。Lack（1947）发现种内和种间的窝卵数随地理纬度的升高而增加，这是因为较高的纬度有较长的白天，允许亲鸟有更多的觅食时间和喂较多的窝雏数。后来 Lack（1954）进一步阐明，在大多数晚成鸟种群中，限制窝卵数的最终因子是亲鸟能喂活最大数量子代的能力和最常见的窝卵数也是最大生产力窝卵数。此论点就是著名的 Lack 的资源限制说的核心部分。然而，在实际检验中，该假说正经受严峻挑战。

Bryant & Westerterp（1983）为了解释检验和预报之间的不一致性，把"时间－能量"预算作为检验该理论的最有效的手段。他们通过测定毛脚燕的能量获得率、窝雏能量需求及亲鸟育幼代价检验繁殖投资的量和启动时间对能量平衡的影响。他们的结论是窝卵数的种内差异取决于：①个体身体大小的差异；②繁殖期的摄食条件和白昼长度。繁殖投入对策的不同部分与年龄有关，也能解释部分剩余的变化。个体或季节性差异是多种因子综合作用的结果，是对 Lack 假说的支持和补充

4　能量预算的调节

有机体的能量预算（energy budget）是由自然选择操作的，但其作用过程究竟是受供应调节还是需求调节的是能量学家们普遍关注的问题。目前采用两种透视法来评判。一方面从"供应"出发，用于机体的能量受资源可利用率、觅食、消化、同化及能量底物（含能物质）的生产等方面的制约（Peterson *et al*.，1990）。在这种情况下，机体面临有限的能量如何分配及分配可能对适合度产生何种重要影响等问题。另一方面从"需求"出发，考虑能量分配格式可能由有机体的时间－活动预算来限定。在这种情况下，有机体可能把它的能量获得调节到食物的可利用率所限定的需求范围内。这两种观点都是有根据的（Ricklefs *et al*.，1996），可互

相包容。当因环境改变而有机体需要增加能量需求的新时间－活动方式时，进一步的选择是调节有机体内部的功能关系以提高生产能量底物的能力。

能量在维持、活动、生长、繁殖及贮存之间的分配方式也是进化的(Dunham *et al*., 1989; Slagsvold *et al*., 1995)，所形成的特殊对策包括一组分配规则。这些规则是灵活的，可能包含在决定能量分配代谢途径的酶调节或决定能量需求行为的神经－内分泌调节中，根据环境条件和生物状态来分配能量(Dawson *et al*., 1983)，常用反应均额(reaction norms)替代(Stearns, 1989)。

能量的供－求问题还可用如何看待 FMR 与 BMR 的关系来说明。如果说在能量需要高峰期，亲鸟饲喂较大雏鸟时的活动代谢大约为 BMR 的 4 倍的比率代表了与最适作功能力相联系的机体能忍受的最大代谢率的话，那么，BMR 则代表了响应产生 FMR 的维持系统的代谢价，即用于维持能量产品系统的能量，因此能量的消耗受有机体自身代谢能力的制约。FMR 和 BMR 是密切联系的，但二者之间的因果关系还不清楚，我们不能简单地认为不是 BMR 制约 FMR，就是由 FMR 的需求调节 BMR。Ricklefs *et al*.(1996) 认为，二者可能是平行变化的，都给有机体带来“价”和“益”。因此他推断，有机体能承受的 FMR 的最大值变化所产生的适合度结果很可能与机体具有的行为和生态学相互作用密切联系。

5 能量与有机体的结构和功能的关系

因为有机体具有产生能量和需要能量的二重性，因此，当考虑有机体的能量分配时，功能比结构更重要。结构与功能的区别是：个体的结构在任何特定时间都是固定的，一种结构成分的增加是以另一种成分的减少为代价的；功能取决于特定的活动强度或“能流”的速率，它的增加或减少取决于支持功能的结构。例如，就基础代谢率而言，种间的变化可能与某种器官包括心和肾的相对大小相关(Daan *et al*., 1990b)，但主要依赖于较大的器官如肌肉、内脏代谢强度的变化。

如果假定每种器官类型作功能力有上限的话，那么有机体的最佳设计应包括组织在体内不同器官和系统的分配(Konarzewski *et al*., 1989)。这些分配可能会增加或降低有机体体内能量底物的总供应，还可能增加或减少直接转变成产品的总能量。如果能量供应受食物的消化和同化的限制，那么有机体可能通过增添处理食物的组织来增加总能量。这种组织的再分配将会减少用于觅食、生长或繁殖组织的量。然而，它是否能通过增加适合度给个体带来利益将取决于：①这种能量增值是否要比维持生产它的结构的能量附加价更高；②占身体比例较小的运动、繁殖结构能否增加它使用附加能的功能。例如1只正生长的雏鸟，组织功能必定在胚胎发生和肌肉收缩这两种成熟活动之间分配。一种假设认为，生长率与组织的功能成熟性成负相关关系，增加发育的早熟性，必然引起身体增长的慢速率(Ricklefs & Montevecchi, 1979)。

在没有充分认识结构－功能关系之前，从能量供－求角度谈论身体设计的最适化是困难的。鸟类物种之间由于受运动方式、食性、热环境类型等方面差异的影响，身体比例变化很大。如此大的变化不仅显示了表现型进化的灵敏度或响应度(responsiveness)，而且还说明身体比例之间的权衡关系并不是很严格。不过认识这种变化对弄清结构、功能与适合度之间的关系是十分必要的。Kirkwood(1983)搜集了许多鸟和哺乳类在高能需求期(如育幼期)能量消耗资料得出，该阶段观察的能量代表了肠道消化和同化食物能力的上限。如果说能量消耗受肠功能的限制的话，持续能量代谢的速率可能随肠大小的增加而上升(像某些强迫饲喂实验结果一样)。这种调节，一方面从肠的大小结构与生化性质之间的关系来判断；另一方面是从处理的食谱量来判断(Piersma *et al*., 1993)。因此，肠功能是否最适化只能靠检验肠大小的变化对适合度的影响来确定(Obst & Diamond, 1992)。尽管如此，但还不能认为能量运作是自然选择的基本作用点，因为有机体生活史的调节虽然有能量结果，但它对适合度产生的直接影响要比发育速率、营养获得、活动方式、栖息地选择等因子对适合度的影响要小得多。

6 能量与觅食理论

觅食，是个体能量平衡中的关键问题。不管哪种有机体，必须满足它维持代谢和生长需要所允许的能量摄入速率。如果能量摄入超过某一水平，才有足够的能量用于繁殖。当食物可利用性变化时，个体可能以多种方式作出反映。如，不是改变对觅食的时间的再分配，就是向高消耗－高收获或低消耗－低收获的觅食方式转变。虽然既不改变获得的

净速率，也不改变觅食时间的分配，但以被捕食的风险和能量平衡作为付出代价或采取中间对策。所有这些行为的响应都有可能影响适合度。首先，不同的时间分配可能影响觅食以外的其他活动，如自养或社会相互作用以及如果不同的活动有不同的风险的话，则易被捕食者发现。其次，能量转换率可能由于消化价而没有能量增益的净速率的变化从而影响适合度（Karasov，1986），或由于适合度价与能量输出（产热、机械功及组织维持）相联系。对能量预算的生理学限制在短期内决定觅食行为可能是重要因子，但这些生理学限制本身是被自然选择长期修正的候选特征（Ricklefs *et al*.，1996）。这些只是响应生态学条件的一组可能对策的一部分。从行为学的响应方式来讲，动物可以使用解剖学的适应。例如，改进肠结构（Dykstra & Karasov，1993）。因此，目前该问题主要集中在胃和肠的结构、功能及其如何为个体的维持和种群动态供应能量和营养的问题上。其中最适觅食活动的能量摄入和消耗（Wolf，1975；Norberg，1977；Mangel & Clark，1986；Abrams，1991；Lemon，1991；Bautista *et al*.，1998），身体大小的处理实验（Dystra & Karasov，1993；Veasey *et al*.，1998）、附加食物实验（Johnston，1993）及食物质量和种特征的影响（Brugger，1991）等方面的研究较活跃。

鸟类只有通过消耗代谢能获得食物，因此常特化成使用少数种类的食物，这就意味着自然选择已铸就了决定鸟类获得和处理食物的能力。Maurer（1996）总结出目前有两种完全不同的手段来研究能量和觅食之间的关系。一是实验性的，强调觅食有机体的能量预算（Stalmaster & Gessaman，1984；Kooyman *et al*.，1992）。二是理论性的，假定鸟类是最适的觅食方式使它们消耗的总能量最低（Ydenberg *et al*.，1994）。"最适"意味着允许个体弥合环境制约下能量摄入的高速率，因此最适觅食理论发展很快（Maurer，1996；Bautista *et al*.，1998）。在觅食理论中，食谱或食物斑块的选择一般是用经济学术语——利益（benefit）和成本（cost）来判断。利益，是指获得的能量和营养；成本，是指为搜寻食物而付出的能量代价。由于自然选择应是觅食特征进化的基本机制，只能在进化关系上来评价，因此利益和成本必须用与适合度有关的一种"货币"来定义。这些特征包括有关的形态学、生理学及行为学方面的综合活动特征。这组特征叫觅食机构（foraging apparatus），是由有机体获得能量的能力决定的。组成觅食机构的个体特征间也常表现为权衡关系（Hussell，1988）。

最佳觅食理论是研究觅食能学的重要手段，主要分析能量、时间和生存风险之间的关系。时间和能量是密切联系的，因为每种活动或功能的执行都需要时间，时间的量是固定的，同时也需要能量的支持。也就是说，当一种活动的时间消耗增加时，则可用于另一种活动的时间必然减少。时间也与生存密切联系，因为每种活动都使个体暴露在时间－制约死亡率的风险中。就像结构和功能之间关系一样，能量、时间及风险必定同时被权衡到最适化（Houston *et al*.，1993；Veasey *et al*.，1998）。不考虑能量、时间－活动预算和与不同活动相联系的风险因子之间的关联，而要认识能量运作的适应性意义是不可能的。因为食物的可利用性不但可以通过食物的丰富度和个体觅食效率的差异影响成鸟为雏鸟提供食物的质和量来直接地影响繁殖输出，而且还可通过成鸟和幼鸟的行为间接地影响繁殖成功。例如，Bukacinski *et al*.（1998）研究的小黑背鸥（*Larus fuscus*）在营巢期间，当附加食物时，亲鸟投入趋向同步性，至少使1只亲鸟护幼的时间达到最大化和育幼的平衡性，以减少被捕食风险。相反，当食物缺乏时，幼鸟经受的被食风险也相应增大。

觅食能量研究的最终目的是从生态学、生理学、行为学及进化的综合透视基础上建立整体性的、有预报力的最佳觅食理论和模型，这种理论和模型必须通过觅食的生理学基础、觅食特征的遗传率的研究及亲缘种间觅食特征的比较分析才有可能达到（Maurer，1996）。

7 能量与性选择

Trivers（1972）曾提出，动物育幼行为（parental care）的不同形式是由控制性别内竞争程度和性选择强度的双亲投资（parental investment）决定的。也就是说，性选择的执行是两性对它们子代的相对双亲投资。因此，双亲投资是一个非常重要的概念，但在一生多次繁殖（iteroparous）动物中的测定是很困难的。Siegel *et al*.（1999）比较了用双亲投入（parental effort）代替双亲投资的方法性检验，在研究手段上作了进一步探讨。另外，尽管性选择的研究在生活史理论中占有微不足道的地位，但最近已受到密切关注（Hoglund & Sheldon，1998），尤其注意到

繁殖价与性选择价的关系问题。当分析个体如何分配资源时,性炫耀(sexual display)应该考虑其他生活史特征,如期望在个体水平上能量分配方式的最适化。已提出为什么期望性展示在个体水平上是最适的和为什么具有较多机会接近资源的个体比接近资源的机会较少的个体有较高水平的性炫耀的问题。因为性选择价是以多种方式调节的,因此,它的调节机制及与繁殖价的关系将要成为该领域研究的一个重要方向。

另外,能量与有性繁殖种类的婚配价(cost of mating)有关系。它包括以下6方面的能学代价:①性机制;②性行为;③拒绝性引诱的逃避;④交配风险;⑤疾病传播;⑥性竞争中雄性受到的伤害等。这些代价的测定也被包括在"繁殖投入"和"剩余繁殖价值"(residual reproductive value)两种概念的定量分析中。

8 结束语

能量是在生物学组织的不同水平上(如细胞,个体、种群、群落及生态系统)和不同空间尺度上易认识的一种定量特征。虽然能学研究为生活史提供了一个重要的描述手段,但能量必须与组成适合度成分的其他因子相结合,才能完全认识鸟类对环境的适应和鸟类的生活方式是如何影响它们生活的环境的。虽然"能量学"已经为进化生态学的发展提供了大量信息,然而,它对阐明能量运行对策的适应意义来说,仅仅是个良好的开端。为了评价不同表现型的适合度结果,人们必须找出能量运行与决定适合度的生命表变量(繁殖率和存活率)之间的因果关系。在多数情况下这种研究很困难,因为当表现型变异不大时,人们无法检验表现型变异对适合度结果的影响。从最低限度上讲,要达到这个目的需要考虑能量及生活史的其他属性,包括物质运行、有机体形态学设计、风险因子及个体的时间预算等方面的配合。进化的最适化原理提供了认识能量运行模式的来龙去脉,它强调环境的选择因子和有机体水平上响应进化的制约两方面,因而是研究进化的重要理论手段。另外,当生态学家们正在为建立一种新的生态学,如采取多元论手段、在明确定义变量的基础上发展可检验理论、在不同尺度上认识生态学过程的新透视方法和理论时,能量作为生物社会与环境间作适合度交易中的"货币"将继续起重要作用(Wiens & Farmer, 1996)。

参 考 文 献

Abrams P A, 1991. Life history and relationship between food availability and foraging effort[J]. *Ecology*, **72**: 1242 – 1252.

Arnold S J, 1988. Behavior, energy, and fitness[J]. *Amer. Zool.*, **28**: 815 – 827

Bautista L M, Tinbergen J, Wiersma P *et al*, 1998. Optimal foraging and beyond: How Starlings cope with changes in food availability[J]. *Am. Nat.*, **152**: 543 – 561

Brown J S, Marquet P A, Taper M L, 1993. Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness[J]. *Am. Nat.*, **142**: 573 – 584.

Brugger K E, 1991. Anatomical adaptation of the gut to diet in Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*)[J]. *Auk*, **104**: 155 – 166

Bryant D M, 1988. Energy expenditure and body mass changes as measures of reproductive costs in birds[J]. *Functional Ecology*, **2**: 23 – 34

Bryant D M, 1991. Constraints on energy expenditure by birds[A]. In: Bell B *et al*. Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici[C]. Wellington, NZ: New Zealand Ornithological Congress Trust Board. 1989 – 2001.

Bryant D M, Westerterp K R, 1983. Time and energy limits to brood size in house martins *Delichon urbica*[J]. *Journal of Animal Ecology*, **52**: 905 – 925.

Bukacinski D, Bukacinski M, Spaans A, 1998. Experimental evidence for the relationship between food supply, parental effort and chick survival in the Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus*[J]. *Ibis*, **140**: 422 – 430.

Bustnes J O, Lønne O J, 1997. Habitat partitioning among sympatric wintering Common Eiders *Somateria mollissima* and King Eiders *Somateria spectabilis*[J]. *Ibis*, **139**: 549 – 554.

Cody M L, 1966. A general theory of clutch size[J]. *Evolution*, **20**: 174 – 184

Cotton P A, Wright J, Kacelnik A, 1999. Chick begging strategies in relation to brood hierarchies and hatching asynchrony[J]. *American Naturalist*, **153**: 412 – 420.

Cuthill I C, Haccou P, Kacelnik A, 1994. Starlings (*Sturnus vulgaris*) exploiting patches: response to long-term changes in travel time[J]. *Behav. Ecol.*, **5**: 81 – 90

Daan S, Dijkstra C, Tinbergen J M, 1990a. Family planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): the ultimate control of covariation of laying date and clutch size[J]. *Behaviour*, **114**: 83 – 116.

Daan S, Masman D, Groenewold A, 1990b. Avian basal metabolic rates: their association with body composition and energy expenditure in nature[J]. *Am. J. Physiol.*, **259** (Regulatory Integrative Com. Physiol. 28): R333 – R340.

Dawson W R, Marsh R L, Yacoe M E, 1983. Metabolic adjustments of small passerines for migration and cold[J]. *Am. J. Physiol.*, **245**: R755 – R767.

Drent R H, Daan S, 1980. The prudent parent: Energetic adjustments in avian breeding[J]. *Ardea*, **68**: 225 – 252

Dunham A E, Grant B W, Overall K L, 1989. Interfaces between biophysical and physiological ecology and the population ecology of terrestrial vertebrate ectotherms[J]. *Physiol. Zool.*, **62**: 335 – 355

Dykstra C R, Karasov W H, 1993. Nesting energetics of House Wrens (*Troglodytes aedon*) in relation to maximal rates of energy flow[J]. *Auk*, **110**:481 - 491.

Godfray H C J, 1995. Signaling of need between parents and young: parent-offspring conflict and sibling rivalry[J]. *American Naturalist*, **146**: 1 - 24.

Hall C A S, Stanford J A, Hauer F R, 1992. The distribution and abundance of organisms as a consequence of energy balances along multiple environmental gradients[J]. *Oikos*, **65**: 377 - 390.

Higashi M B, Patten B, Burns T, 1993. Network trophic dynamics: the modes of energy utilization in ecosystem[J]. *Ecol. Model.*, **66**: 1 - 42.

Höglund J, Sheldon B C, 1998. The cost of reproduction and sexual[J]. *Oikos*, **83**(3): 478 - 483.

Houston A I, McNamara J M, Hutchinson J M C, 1993. General results concerning the trade-off between gaining energy and avoiding predation[J]. *Phil. Trans. royal Soc. Lond.*, **B341**: 375 - 397.

Hussell D J T, 1988. Supply and demand in tree swallow broods: a model of parent-offspring food-provisioning interactions in birds[J]. *American Naturalist*, **131**: 175 - 202.

Johnston R D, 1993. The effect of direct supplementary feeding of nestlings on weight loss in female great tits *Parus major* [J]. *Ibis*, **135**: 311 - 314.

Kacelnik A, Cuthill I, 1990. Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*): II. Food allocation to chicks[J]. *J. Anim. Ecol.*, **59**: 655 - 674.

Karasov W H, 1986. Energetics, physiology and vertebrate ecology[J]. *Trends Ecol. Evol.*, **1**: 100 - 104.

King J R, 1974. Seasonal allocation of time and energy resources in birds [A]. In: Paynter Jr R A. Avian Energetics[M]. Cambridge, Massachusetts: Publ Nuttall Ornith. Club, 4 - 87.

Kirkwood J K, 1983. A limit to metabolisable energy intake in mammals and birds[J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, **74**: 1 - 3.

Konarzewski M, Kozlowski J, Ziolko M, 1989. Optimal allocation of energy to growth of the alimentary tract in birds[J]. *Func. Ecol.*, **3**: 589 - 596.

Kooyman G L, Cherel Y, Le Maho J P *et al*, 1992. Diving behavior and energetics during foraging cycles in King penguins[J]. *Ecol. Monogr.*, **62**: 143 - 16.

Kozlowski, Weiner J, 1997. Interspecific allometries are by-products of body size optimization[J]. *Am. Nat.*, **149**: 352 - 380.

Lack D, 1947. The significance of clutch size. Parts I and II [J]. *Ibis*, **89**: 302 - 352.

Lack D, 1954. The natural regulation of animal populations[A]. London: Oxford University Press.

Lemon W C, 1991. Fitness consequences of foraging behaviour in the zebra finch[J]. *Nature*, **352**: 153 - 155.

Lind M, Møller A P, 1989. Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds[J]. *Trends Ecol. Evol.*, **4**: 367 - 371.

Mangel M, Clark C W, 1986. Towards a unified foraging theory[J]. *Ecology*, **67**: 1127 - 1138.

Martin T E, 1988. Processes organizing open-nesting bird assemblages: competition or nest predation[J]? *Evolutionary Ecology*, **2**: 37 - 50.

Martin T L R, Wright J, 1993. Cost of reproduction and allocation of food between parent and young in the swift (*Apus apus*)[J]. *Behav. Ecol.*, **4**: 213 - 223.

Maurer B A, 1996. Energetics of avian foraging[A]. In: Paynter R A. Avian Energetics and Nutritional Ecology [M]. Cambridge, Massachusetts: Nuttall Ornith Club. 250 - 279.

May R M, MacArthur R H, 1972. Niche overlap as a function of environmental variability[J]. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **69**: 1109 - 1113.

Maynard S J, 1978. Optimization theory in evolution[J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **9**: 31 - 56.

McNamara J M, Houston A I, 1986. The common currency for behavioral decisions[J]. *Am. Nat.*, **127**: 358 - 378.

Norberg R A, 1977. An ecological theory on foraging time and energetics and choice of optimal food-searching method[J]. *J. Anim. Ecol.*, **46**: 511 - 529.

Obst B, Diamond J, 1992. Ontogenesis of intestinal nutrient transport in domestic chickens (*Gallus gallus*) and its relation to growth[J]. *Auk*, **109**: 451 - 464.

Orzack S H, Sober E, 1994. How (not) to test an optimality model[J]. *Trends Ecol. Evol.*, **9**: 265 - 267.

Patterson C B, 1991. Relative parental investment in the Red-winged Blackbird[J]. *J. Field Ornithology Erula*, **62**: 1 - 18.

Perrin N, Sibly R M, 1993. Dynamic models of energy allocation and investment[J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **24**: 379 - 410.

Peterson C C, Nagy K A, Diamond J, 1990. Sustained metabolic scope [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **87**: 2324 - 2328.

Piersma T, Koolhaas A, Dekinga A, 1993. Interactions between stomach structure and diet choice in shorebirds[J]. *Auk*, **110**: 552 - 564.

Reznick D, Perry E, Travis J, 1986. Measuring the cost of reproduction: a comment on papers by bell[J]. *Evolution*, **40**: a1338 - 1344.

Ricklefs R E, 1977. On the evolution of reproductive strategies in birds: reproductive effort[J]. *Am. Nat.*, **111**: 453 - 478.

Ricklefs R E, 1984. The optimization of growth rate in altricial birds[J]. *Ecology*, **65**: 1602 - 1616.

Ricklefs R E, 1991. Structures and transformations of life histories[J]. *Func. Ecol.*, **5**: 174 - 183.

Ricklefs R E, Minot E O, 1991. Parent-offspring interactions in the evolution of avian life histories[A]. In: Bell B *et al*. Acta XX Congresses Internationalis Ornithologici[C]. Wellington, NZ. New Zealand Ornithological Congress Trust Board. 992 - 997.

Ricklefs R E, Montevecchi W A, 1979. Size, organic composition and energy content of North American Gannet *Morus bassanus* eggs[J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, **A64**: 161 - 165.

Ricklefs R E, Konarzewski M, Daan S, 1996. The relationship between basal metabolic rate and daily energy expenditure in birds and mammals[J]. *Am. Nat.*, **147**: 1047 - 1071.

Root T, 1988. Energetic constraints on avian distributions and abundances [J]. *Ecology*, **69**: 330 - 339.

Schoener T, 1971. Theory of feeding strategies[J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **2**: 369 - 404.

Siegel R B, Weathers W W, Beissinger S R, 1999. Assessing parental effort in a Neotropical parrot: a comparison of methods[J]. *Anim. Behav.*, **57**: 73 - 79.

Slagsvold T, Amundsen T, Dale S, 1995. Costs and benefits of hatching asynchrony in blue tits *Parus caeruleus*[J]. *Journal of Animal Ecology*, **64**: 563 - 578.

Stalmaster M V, Gessaman J A, 1984. Ecological energetics and foraging behavior of over wintering bald eagles[J]. *Ecol. Monogr.*, **54**: 407 - 428.

Stearns S C, 1989. The evolution significances of reaction norms[J]. *BioScience*, **39**: 436 - 446.

Stearns S C, 1992. The Evolution of Life Histories[M]. New York: Oxford University Press.

Stearns S C, Schmid-Hempel P, 1987. Evolutionary insights should not be wasted[J]. *Oikos*, **49**: 118 - 125.

Tinbergen J, Daan M S, 1990. Family planning in the Great Tit (*Parus major*): optimal clutch size as integration of parent and offspring fitness[J]. *Behaviour*, **114**: 161 - 190.

Trivers R L, 1972. Parental investment and sexual selection[A]. In: Campbell B. Sexual Selection and the Descent of Man[M]. Chicago: Aldine. 136 - 179.

Veasey J S, Metcalfe N B, Houston D C, 1998. A reassessment of the ef-

动 物 学 研 究 2001, Jun. 22 (3): 238~241
Zoological Research

CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853

简 报

鲤鱼微卫星分子标记的筛选

魏东旺[①] 楼允东[①] 孙效文[②] 沈俊宝[②]

(①上海水产大学渔业学院 上海 200090) (②中国水产科学院黑龙江水产研究所 哈尔滨 150070)

关键词：鲤鱼；微卫星；分子标记

中图分类号：Q959.46+8，Q71 文献标识码：A 文章编号：0254-5853(2001)03-0238-04

收稿日期：2001-01-02；修改稿收到日期：2001-02-28

基金项目：本研究为国家高技术发展计划资助项目(课题编号：101-05-02-01)，在农业部北方鱼类生物工程育种重点实验室完成

(上接237页)

fect of body mass npon flight speed and predation risk in birds[J]. Anim Behav, 56: 883-889.

Weathers W W, Seymour R S, Baudinette R V, 1993. Energetics of monnd-tending behavionr in the Malleefoel, *Leipoa ocellata* (Megapodiidae) [J]. *Anim. Behav*, **45**: 333-341.

Widemo F, 1998. Alternative reproductive strategies in the ruff, Philomachus Pugnax: a mixed ESS[J]. *Anim. Ecology*, **56**: 329-336.

Wiens J A, Farmer A H, 1996. Population and community energetics[A]. In: Carey C. Avian Energetics and Nutritional Ecology [M]. New York: Chapman & Hall. 497-526.

Williams G C, 1966. Natnral selection, the castoff reprodnction, and a refinement of Lack's principle[J]. *Am. Nat.*, **100**: 687-690.

Wolf L L, 1975. Energy intake and expenditnres in a nectar-feeding snnbird[J]. *Ecology*, **56**: 92-104.

Wright D H, Currie D J, Maurer B A, 1993. Energy snpply and patterns of species richness on local and regional scales[A]. In: Ricklefs R E, Schluter D. Species Diversity in Ecological Communities[M]. Chicago: The University of Chicago Press. 66-74.

Ydenberg R C, Welham C V J, Schmid-Hempel R, 1994. Time and energy constraints and the relationship between the currencies in foraging theory[J]. *Behav. Ecol.*, **5**: 28-34.

Zhang X A, Deng H L, 1991. Primary analysis of clutch size and breeding strategy for passerine birds in alpine meadow[J]. *Alpine Meadow Ecosystem*, **3**: 189-197. [张晓爱, 邓合黎, 1991. 高寒草甸雀形目鸟类的窝卵数及其繁殖对策的初步分析. 高寒草甸生态系统, 3: 189-197.]

Zhang X A, Deng H L, 1994. A Principle of energy allocation and reproduction in birds[A]. In: Wang Z W. Energy Ecology: Theory, Method and Practice[M]. Changchun: Jilin Sciences & Technology Press. 171-176. [张晓爱, 邓合黎, 1994. 能量分配原理与鸟类的繁殖. 见: 王祖望. 能量生态学——理论·方法与实践. 长春: 吉林科学技术出版社. 171-176.]

Zhang X A, Zhao L, Liu Z H, 2000. Breeding productivity of passerine birds in alpine meadow in northern Qinghai[J]. *Acta. Zool. Sin.*, **46**(3): 265-270. [张晓爱, 赵 亮, 刘泽华, 2000. 青海省海北地区高寒草甸雀形目鸟类的繁殖生产力. 动物学报, **46**(3): 265-270.]

Several Basis Problems of Avian Ecological Energetics

ZHANG Xiao-Ai ZHAO Liang

(*Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining* 810001, *China*)

XU Zhi-Qing

(*Chongqing Natural Museum, Chongqing* 407000, *China*)

Abstract: Ecological energetics involves the application of energetics to address questions of interest to population biologists. These questions cover a variety of topics, ranged from the adaptive significance of sex, life history evolution, behavioral allocation and trade-off to reproductive and mating systems or foraging strategies. This review has following parts: principles of evolutionary optimization, the relationship between energy expenditure and fitness, the approaches of describing life history, how could energy budget be regularized by supply or demand, the links of energy with structure and function, energy and foraging theory, and energy allocation and sexual selection.

Key words: Birds; Ecological energetics; Fitness; Optimization; Life history; Evolution